神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的差异与关联

余林兰[1,2,3]，罗奕杏[1,3]，薛跃规[1,2,3*]，安小菲[1,2,3]，黄 贵[1,2,3]，刘昕宇[1,2,3]，陈 铭[1,2,3]

(1. 广西师范大学 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室，广西 桂林 541006；2. 广西师范大学 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室，广西 桂林 541006；3. 广西师范大学 生命科学学院，广西 桂林 541006）

摘 要：为了分析天坑木本植物叶功能性状的变异特征及小生境对木本植物叶功能性状的影响，该文以神木天坑不同小生境（底部、坑腰和边缘）的木本植物为研究对象，选取叶厚度、叶组织密度、叶面积等 10 个叶功能性状指标，运用单因素方差分析和相关性分析等方法。结果表明：（1）神木天坑木本植物 10 个叶功能性状中，叶面积变异系数最大（113.9%），叶碳含量变异系数最小（10.5%）。（2）天坑边缘、坑腰的乔木叶组织密度显著高于底部（P<0.05），天坑底部乔木、灌木叶钾含量显著高于边缘（P<0.05），3 种小生境中木质藤本未出现显著差异（P>0.05）。（3）不同小生境叶功能性状相关性存在一定差异，随底部到边缘小生境变化，叶厚度与叶面积逐渐呈极显著正相关；主成分分析表明叶组织密度（-0.833）、叶钾含量（0.782）、叶干物质含量（-0.647）贡献较大，是神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状主要指标。综上表明，叶功能性状之间普遍关联，天坑木本植物通过对叶功能性状的权衡来适应不同小生境，该研究可为了解植物对特殊生境的适应机制及天坑植被的保护提供理论指导。

关键词：叶功能性状，木本植物，天坑，性状差异，相关性

中图分类号：Q948.1 **文献标识码：**A

Differences and correlations in leaf functional traits of woody plants in various microhabitats of Shenmu Tiankeng

YU Linlan[1,2,3], LUO Yixing[1,3], XUE Yuegui[1,2,3*], AN Xiaofei[1,2,3], HUANG Gui[1,2,3], LIU Xinyu[1,2,3], CHEN Ming[1,2,3]

(1. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *College of Life Sciences, Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: In order to analyze the variation characteristics and the effect of microhabitat on leaf functional traits of woody plants in Tiankeng. Shenmu Tiankeng is a typical karst Tiankeng in Dashiwei Tiankeng Group in Guangxi, and there is a well-preserved underground forest that is easily accessible. Ten leaf functional traits (leaf thickness, leaf tissue density, leaf area, etc.) were selected to study woody plants in different microhabitats (bottom, waist, and edge) of Shenmu Tiankeng. Single-factor analysis of variance and correlation analysis were conducted to

---

基金项目：国家自然科学基金(31960047)；珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金(ERESEP2019Z04) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31960047); Key Laboratory Research Foundation of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education (ERESEP2019Z04)]。

第一作者：余林兰(1997-)，硕士研究生，主要研究方向为植物生态学，（E-mail）yulinlan119@163.com。

***通信作者：**薛跃规，博士，教授，从事植物生态学和植物分类与区系学研究，（E-mail）xueyuegui@126.com。

investigate the relationship between leaf functional traits in different microhabitats. The results were as follows: (1) The variable coefficient for leaf area (113.9%) was highest, while leaf carbon content was relatively stable (10.5%). (2) Ten leaf functional traits were almost no significant difference (P>0.05) for woody lianas in three different microhabitats. The leaf tissue density for trees was significantly higher at the edge and waist compared to the bottom, while the leaf potassium content for trees and shrubs, that the bottom was higher than the edge. (3) Leaf thickness was extremely significantly positively correlated with leaf area (P<0.01) at the edge of Tiankeng. The results of principal component analysis suggested that leaf tissue density (-0.833), leaf potassium content (0.782), and leaf dry matter content (-0.647) were the critical indicators for leaf functional traits of woody plants in different microhabitats of Shenmu Tiankeng. This study demonstrate that different growth types of woody plants can adapt to the three microhabitats of Tiankeng via the trade-off of leaf functional traits. This study is expected to provide theoretical guidance for the protection of Tiankeng vegetation.

Key words: leaf functional traits, woody plants, Tiankeng, traits difference, correlation

植物功能性状能在一定程度上反映植物对气候与环境变化的适应和响应，是生态学的研究热点（杨浩和罗亚晨，2015）。植物功能性状指植物个体水平上可测量的任何形态、生理或物候特征，通过对生长、繁殖和生存的影响，间接影响其适合度（Violle et al., 2007）。叶片是植物进行光合作用与蒸腾作用的主要场所，是对环境胁迫响应的敏感器官（龚春梅等，2011；Li et al., 2017）。叶功能性状能够反映植物养分变化以及植物对生存环境的适应策略（胡耀升等，2014）。对不同生境的植物叶功能性状进行深入研究，有助于揭示植物在不同生境的生长策略及资源分配模式，为预测全球变暖变化下植物叶功能性状的响应机制提供科学依据（何芸雨等，2019）。

喀斯特生态系统可以解释为受喀斯特环境制约的生态系统，其内涵包括喀斯特环境对生命的影响，以及生命对喀斯特环境的反作用（Yuan, 2001）。近年来在喀斯特地区开展了一系列关于叶功能性状变异及其适应策略的研究。贵州普定喀斯特地区的木质藤本叶面积变异系数最大，与物种遗传多样性密切相关（王梦洁等，2021），木本植物采取较小的比叶面积，较大的叶组织密度等来适应干旱贫瘠的生境（钟巧连等，2018）。同在贵州的喀斯特高原峡谷优势种也采取类似的叶功能性状策略在高温，缺水少土的生境生存（程雯等，2019）。天坑全名喀斯特天坑（Karst Tiankeng），是指一种大型陷坑状负地形（朱学稳等，2003），具有独特的生态环境和生物多样性等综合属性（朱学稳和陈伟海，2006），是乡土植物区系“避难所”（Su et al., 2017）。近年来，对天坑的科学考察更加频繁，众多学者对天坑的演化及植被生态系统进行了深入研究（蒲高忠等，2021）。天坑底部到顶部边缘，物种呈现圈层分布的特点，小生境差异大（黄林娟等，2021），底部能获得更多的水分及养分，土壤有机质、全氮以及钙含量高（Pu et al., 2019），天坑群落成层现象明显，乔木层优势种、灌木层优势种分布均匀（于燕妹等，2021）。然而，作为喀斯特的特殊生境，对天坑森林开展的叶功能性状研究较少，仅有学者针对单一科植物在退化天坑不同坡位的功能性状进行研究（冯洁等，2021），对天坑不同小生境叶功能性状之间的关系却鲜见报道。鉴于此，本研究以神木天坑不同小生境（底部、坑腰和边缘）木本植物为研究对象，选取环境中相对稳定的结构型性状，即叶厚度、叶组织密度、叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量、叶钾含量和叶氮磷比 10 个叶功能性状指标进行测量，采用单因素方差分析、相关性分析及主成分分析等方法，拟探讨以下问题：（1）天坑木本植物具有怎样的叶功能性状变异特征；（2）3 种小生境木本植物叶功能性状有何差异；（3）叶功能性状之间的关联性如何。通过分析以上问题，为深入探讨天坑生境下木本植物的生存策略提供理论基

础，同时，也为天坑植物的保护和保育提供进一步的参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

神木天坑属于广西大石围天坑群，该天坑群位于广西壮族自治区百色市乐业县（106°10'—106°51' E，24°03'—24°30' N）的中部，属亚热带季风气候，年平均降水量为 1 400 mm，年平均气温为 16.6 ℃，雨热同期（黄保健等，2004）。神木天坑由两个对峙的山峰和垭口组成，坑底形状为多边形，长 370 m，宽 340 m，平均深度 186 m，最大深度 234 m，坑口面积 70 860 m^2。研究区内常见的植物有粉叶润楠（*Machilus glaucifolia*）、粗柄槭（*Acer tonkinense*）、掌叶木（*Handeliodendron bodinieri*）、异叶梁王茶（*Metapanax davidii*）、紫弹树（*Celtis biondii*）、短齿楼梯草（*Elatostema brachyodontum*）、点乳冷水花（*Pilea glaberrima*）。

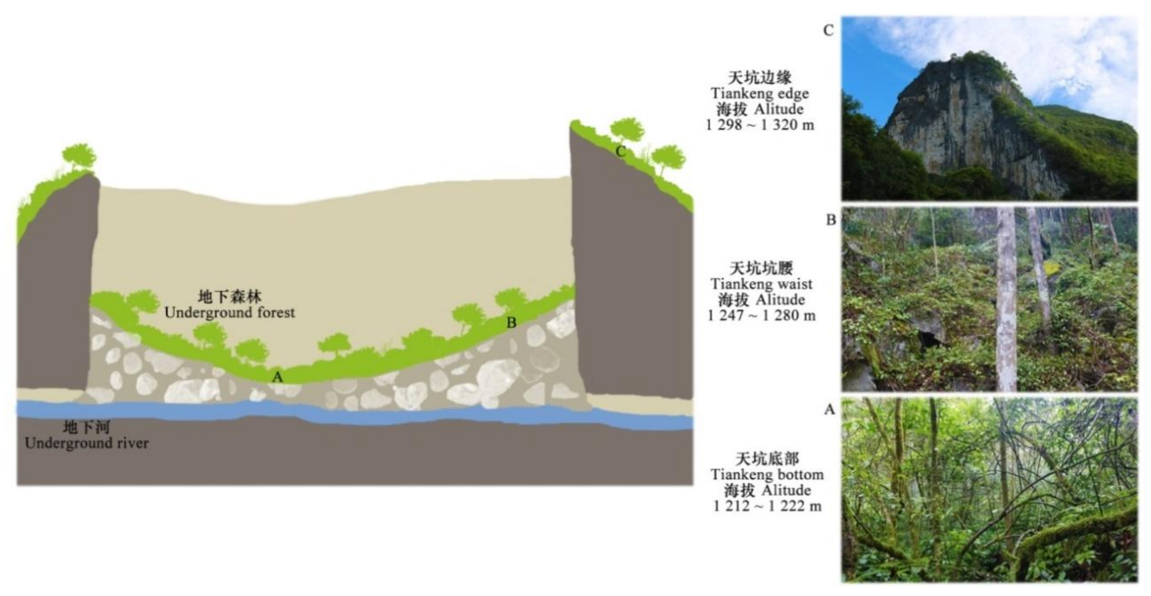


图 1 神木天坑示意图及取样位置

Fig. 1 Sketch map of Shenmu Tiankeng and sampling location

1.2 样地设置和调查

在神木天坑底部、坑腰和边缘 3 个小生境（图 1）各设置 3 个大小为 20 m × 20 m 的样方，对样方内所有胸径≥1 cm 的木本植物进行调查，记录植物种名、多度，测量植物胸径、高度、冠幅等，同时记录相对湿度、海拔、郁闭度等指标。在神木天坑共采集木本植物 52 种，包含乔木 20 种，灌木 18 种，木质藤本 14 种，具体样地信息及在天坑不同小生境不同生长型优势种见表 1。

表 1 神木天坑小生境信息及不同生长型优势种

Table 1 Shenmu Tiankeng microhabitat information and dominating species of several growth types

小生境 Microhabitat	相对湿度 Relative humidity (%)	海拔 Altitude (m)	郁闭度 Canopy density	优势种 Dominant species
天坑底部 Tiankeng bottom	73.6~80.7	1 210~1 222	0.83~0.85	粗柄槭 *Acer tonkinense* 喜花草 *Eranthemum pulchellum* 薜荔 *Ficus pumila*
天坑坑腰 Tiankeng waist	70.8~80.3	1 247~1 280	0.55~0.60	掌叶木 *Handeliodendron bodinieri* 短序鹅掌柴 *Schefflera bodinieri* 常春藤 *Hedera nepalensis* var. *sinensis*
天坑边缘 Tiankeng edge	62.1~66.1	1 298~1 320	0.60~0.65	粉叶润楠 *Machilus glaucifolia* 异叶梁王茶 *Metapanax davidii*

1.3 叶片采集和指标测定

2019 年 7－10 月，根据调查资料采集样方内优势木本植物叶片。选择生长成熟，长势良好的个体（乔木、灌木每种 5 株，木质藤本全部采集），每株个体采集 20～40 片成熟、健康的叶片。叶功能性状测量方法参考 Cornelissen 等（2003）。叶厚度的测定：将一组 10 片叶子叠在一起，沿叶片主脉方向均匀选 3 个点，使用精确度为 0.01 mm 的数显游标卡尺测量距叶片主脉一侧约 0.25 cm 处的厚度，3 个点的平均厚度再除以 10 即该组平均叶厚度，每物种测 8 组，其平均值即该物种叶厚度。叶面积的测定：使用佳能扫描仪（CanoScan LIDE400，佳能（中国）有限公司）获取叶面积图像，再通过 Image J 计算出叶面积，每 10 片为一组，共 8 组，其平均值即该物种叶面积。叶鲜重的测定：将叶片浸湿并置于约 5 ℃的保温箱中黑暗储存 12 h，取出后用滤纸吸干叶表面水分，用 1/1000 的电子天平称量叶片饱和鲜重。叶干重的测定：新鲜叶片置于 70 ℃的烘箱 24~48 h 后，取出称量叶干重；将烘干的叶片进行研磨、粉碎、过 60 mm 筛，用于测量叶片营养元素含量。叶碳含量以及叶氮含量采用 C/N 元素分析仪测定（vario MICRO cube，德国艾力蒙塔公司），叶磷含量采用钼锑抗比色法（鲍士旦，2005），叶钾含量采用火焰原子吸收光谱法测定（鲍士旦，2005）。叶组织密度、比叶面积、叶干物质含量、叶氮磷比计算如下：

$$\text{叶组织密度}=\frac{\text{叶干重}}{\text{叶面积}\times\text{叶厚度}}\times100\%;$$

$$\text{比叶面积}=\frac{\text{叶面积}}{\text{叶干重}}\times100\%;$$

$$\text{叶干物质含量}=\frac{\text{叶干重}}{\text{叶鲜重}}\times100\%;$$

$$\text{叶氮磷比}=\frac{\text{叶氮含量}}{\text{叶磷含量}}\times100\%。$$

1.4 数据处理

将神木天坑所采集到的植株样本叶功能性状平均值来作为该物种叶性状的平均值，变异系数=标准差/平均值×100%。用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据的初步整理后，运用 SPSS 软件中的 Shapiro-Wilk 进行正态检验，通过正态检验且方差显著的进行事后比较，方差齐性时选择 Duncan 法，方差不齐时选择 Games-Howell 法。未通过正态检验的进行根号开平方、对数转换处理，仍未通过正态检验的选择非参数检验（Kruskal-Wallis 法），进行不同小生境不同生长型叶功能性状之间的比较。使用 Origin 2021 软件中 Spearman 相关性分析检验叶功能性状之间的相关性，结合主成分分析（PCA）找出关键的叶功能性状。绘图过程在 Origin 2021 中完成。

2 结果与分析

2.1 叶功能性状总体描述

神木天坑木本植物叶功能性状特征如表 2 所示，其中，叶面积变异系数最大，为 113.9%，叶碳含量变异系数最小，为 10.5%，叶厚度、叶组织密度、比叶面积、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、叶钾含量和叶氮磷比变异系数在 23.5%~85.0%之间。说明叶面积受物种以及环境等因素影响较大，叶碳含量相对稳定。

表 2 神木天坑木本植物叶功能性状特征

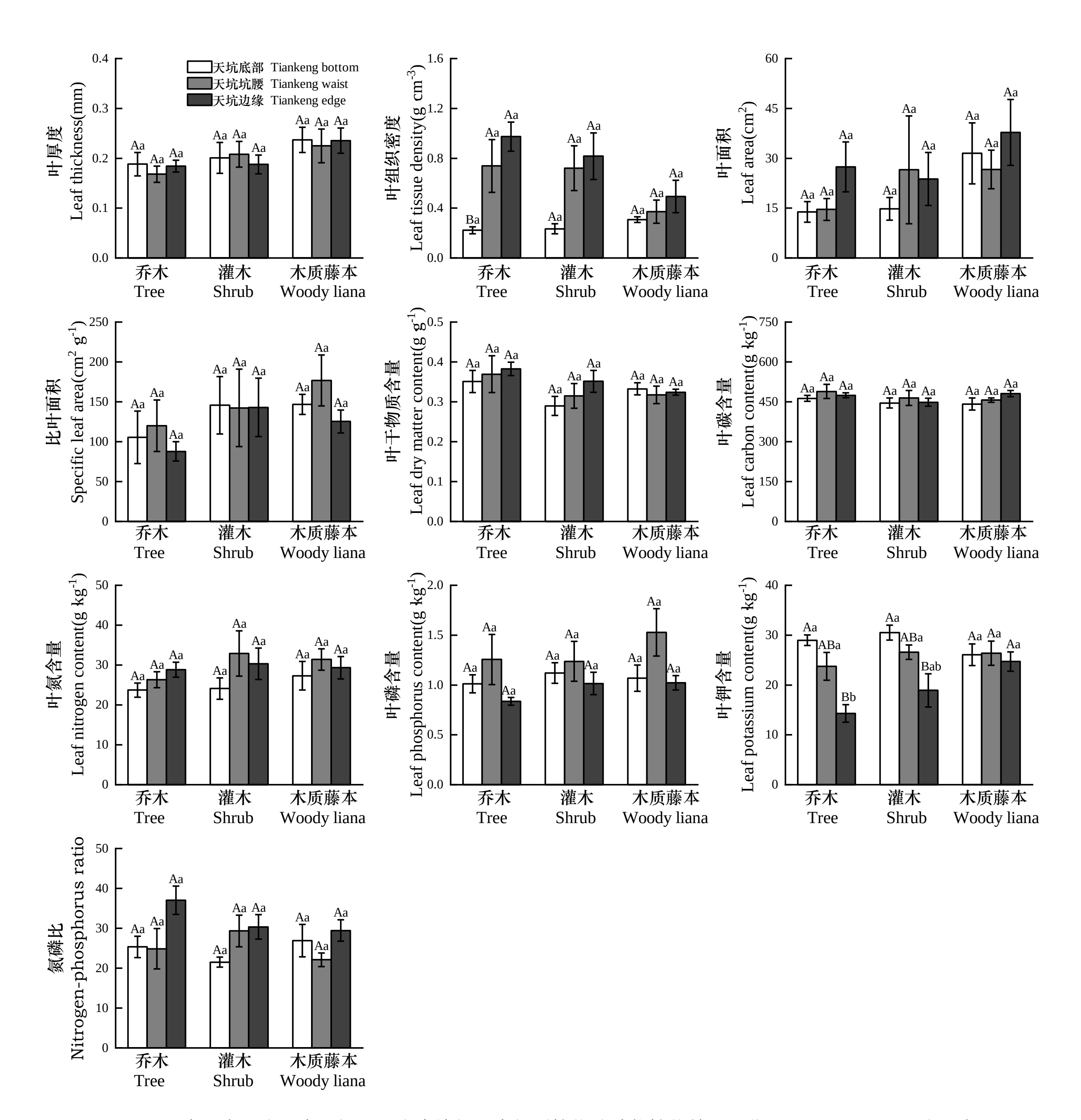
Table 2 Characteristics of leaf functional traits of woody plants in Shenmu Tiankeng

叶功能性状 Leaf functional trait	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异范围 Variation range	均值±标准差 Mean±SD	变异系数 Coefficient of variation (%)
叶厚度	0.09	0.44	0.35	0.20±0.07	35.0

Leaf thickness (mm)					
叶组织密度 Leaf tissue density (g cm^{-3})	0.11	1.83	1.72	0.60±0.51	85.0
叶面积 Leaf area (cm^2)	0.85	139.25	138.40	24.58±28.03	113.9
比叶面积 Specific leaf area (cm^2 g^{-1})	26.56	425.64	399.08	124.63±92.30	74.1
叶干物质含量 Leaf dry matter content (g g^{-1})	0.16	0.52	0.36	0.34±0.08	23.5
叶碳含量 Leaf carbon content (g kg^{-1})	351.73	615.90	264.17	464.48±48.85	10.5
叶氮含量 Leaf nitrogen content (g kg^{-1})	13.40	69.10	55.70	28.30±9.64	34.1
叶磷含量 Leaf phosphorus content (g kg^{-1})	0.38	3.04	2.66	1.07±0.42	39.3
叶钾含量 Leaf potassium content (g kg^{-1})	4.47	36.97	32.50	22.94±8.95	39.0
氮磷比 Nitrogen-phosphorus ratio	13.04	79.23	66.19	29.00±12.40	42.8

2.2 不同小生境木本植物叶功能性状特征

从神木天坑木本植物叶功能性状比较（图 2）可以看出，在神木天坑不同小生境，不同生长型木本植物叶功能性状存在显著差异（$P<0.05$）。其中，天坑边缘、坑腰的乔木叶组织密度显著高于底部，天坑底部乔木、灌木叶钾含量显著高于边缘，在天坑不同小生境木质藤本植物未发现显著差异（$P>0.05$），但在边缘时，木质藤本叶钾含量显著高于乔木。以上结果表明乔木和灌木在 3 种小生境中呈现相似的叶功能性状，木质藤本对小生境变化不敏感，但采取与乔木、灌木不同的叶功能性状策略来与之竞争资源。



注：不同大写字母表示在天坑不同小生境相同生长型植物叶功能性状差异显著（P<0.05）；不同小写字母表示在天坑相同小生境不同生长型植物叶功能性状差异显著。

Note: Different uppercase letters indicate significant differences in leaf functional traits of the same growth type plants in different habitats of the Tiankeng (P<0.05); Different lowercase letters indicate significant differences in leaf functional traits of different growth type plants in the same habitat of the Tiankeng.

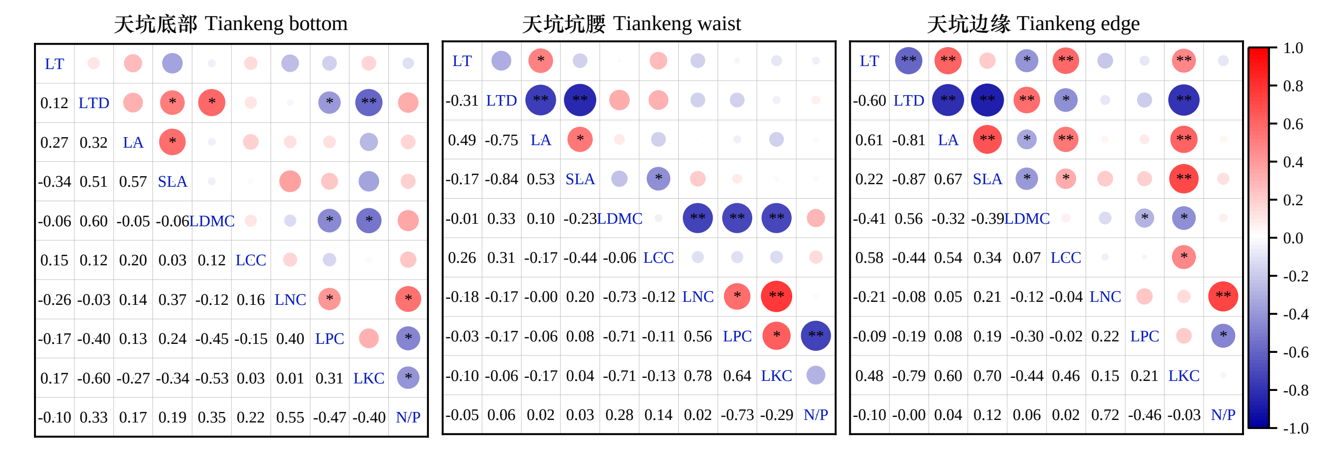
图 2 神木天坑木本植物叶功能性状差异性比较

Fig.2 Difference comparison of leaf functional traits of woody plants in Shenmu Tiankeng

2.3 叶功能性状之间的关联分析

由图3可知，不同小生境植物叶功能性状之间相关性存在一定差异。从天坑底部到边缘，叶厚度与叶面积的相关性逐渐变强，由不显著正相关（P>0.05）到呈极显著正相关（P<0.001），表明随天坑小生境变化，木本植物叶面积与叶厚度之间促进作用显著加强。在天坑底部时，比叶面积和叶干物质含量呈显著正相关，但在坑腰与边缘，比叶面积和叶干物质含量呈极显著负相关，说明生境差异可以影响比叶面积和叶干物质含量之间的相关性。天坑边缘叶组织

密度、叶干物质含量与叶钾含量、叶厚度、叶面积和比叶面积呈显著或极显著负相关关系。



Spearman相关分析，**表示*P*<0.001，*表示*P*<0.05。**LT**. 叶厚度；**LTD**. 叶组织密度；**LA**. 叶面积；**SLA**. 比叶面积；**LDMC**. 叶干物质含量；**LCC**. 叶碳含量；**LNC**. 叶氮含量；**LPC**. 叶磷含量；**LKC**. 叶钾含量；**N/P**. 氮磷比。下同。

Spearman correlation analysis, ** indicates *P*<0.001, * indicates *P* <0.05. **LT**. Leaf thickness; **LTD**. Leaf tissue density; **LA**. Leaf area; **SLA**. Specific leaf area; **LDMC**. Leaf dry matter content; **LCC**. Leaf carbon content; **LNC**. Leaf nitrogen content; **LPC**. Leaf phosphorus content; **LKC**. Leaf potassium content; **N/P**. Nitrogen-phosphorus ratio. The same below,

图 3 神木天坑叶功能性状的相关性分析

Fig.3 Correlation analysis of leaf functional traits in Shenmu Tiankeng

对叶功能性状进行主成分分析（表3，图4），结果表明，前四个排序轴的特征根大于1，故提取前四个主成分进行分析。第一主成分的贡献率为29.50%，叶组织密度（-0.833）、叶钾含量（0.782）、叶干物质含量（-0.647）贡献较大，第二主成分的贡献率为18.00%，叶厚度（0.670）、叶磷含量（-0.664）贡献较大，前四轴累计贡献率达74.53%。第一主成分贡献较大的叶组织密度、叶钾含量、叶干物质含量可作为神木天坑木本植物叶功能性状主要指标。

表 3 神木天坑叶功能性状载荷矩阵和解释方差

Table 3 Load matrix and interpreted variance of leaf functional traits in Shenmu Tiankeng

叶功能性状 Leaf functional trait	第一主成分 PCA1	第二主成分 PCA2	第三主成分 PCA3	第四主成分 PCA4
叶厚度 Leaf thickness	0.425	0.670	-0.162	0.409
叶组织密度 Leaf tissue density	-0.833	-0.224	-0.024	0.286
叶面积 Leaf area	0.499	0.568	0.251	-0.099
比叶面积 Specific leaf area	0.585	-0.139	0.390	-0.561
叶干物质含量 Leaf dry matter content	-0.647	0.363	0.045	-0.276
叶碳含量 Leaf carbon content	0.144	0.417	0.317	0.452
叶氮含量 Leaf nitrogen content	0.098	-0.421	0.825	0.251
叶磷含量 Leaf phosphorus content	0.499	-0.664	-0.105	0.326
叶钾含量 Leaf potassium content	0.782	-0.067	-0.016	0.023
氮磷比 Nitrogen-phosphorus ratio	-0.420	0.178	0.802	0.016
特征根 Characteristic root	2.950	1.800	1.679	1.024
方差比例 Variance ratio	29.50	18.00	16.79	10.24
累计方差比例 Cumulative variance ratio	29.50	47.50	64.29	74.53

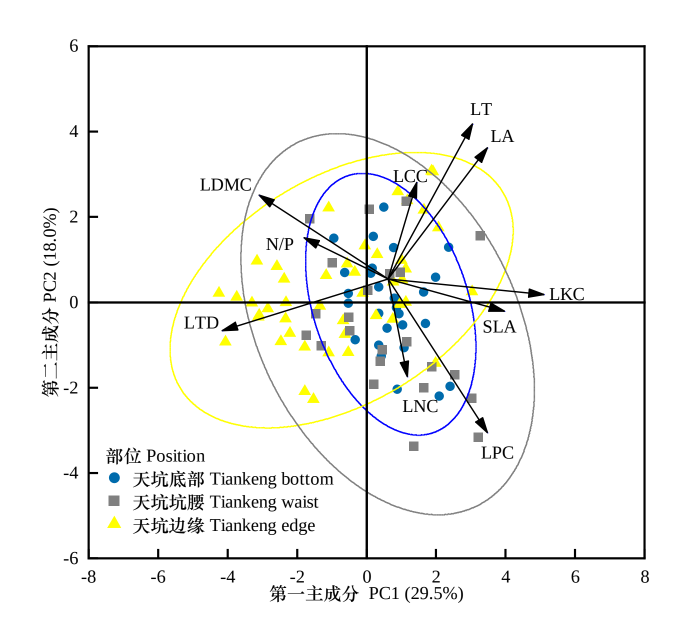


图 4 神木天坑叶功能性状主成分分析双标图

Fig.4 Biplot of principal component analysis of leaf functional traits in Shenmu Tiankeng

3 讨论与结论

3.1 叶功能性状变异特征

植物性状变异系数用来反映物种功能性状的变异程度，而不同性状的变异程度由环境和物种共同决定（Campetella et al., 2020）。叶面积的大部分变异可以由植物分类群、个体高度和生活型的交互作用解释（陈文等，2016）。天坑木本植物叶面积变异系数为 113.9%，高于庞世龙等（2021）对喀斯特优势木本经济植物研究得出的叶面积变异系数（24.3%）。一方面，与所选取的物种数相差较大有关，本研究共涉及 52 种木本植物，喀斯特优势木本经济作物的研究涉及 5 种，物种数量的差异导致天坑木本植物叶面积变异系数较大；另一方面，天坑小生境异质性高，天坑底部、坑腰以及边缘环境条件差异较大，相对湿度随着天坑底部至边缘迅速降低，光照则逐渐增多，从而引起天坑植物种类与群落类型分布存在着差异，坑内物种喜阴，而边缘物种喜阳，致使叶面积变异较大。本研究中叶碳含量变异系数最小，主要原因是碳元素作为植物所必需的大量元素，构成植物骨架，本身具有一定的内稳性。此外，木本植物之间对碳的积累具有一致性（郑帷婕等，2007），因此变异程度不高，天坑木本植物叶碳含量具有相对稳定性。综上表明，天坑木本植物叶功能性状变异特征呈现为叶面积变异大，叶碳含量变异小。

3.2 木本植物叶功能性状对小生境的响应

植物的生长型是描绘群落外貌特征和垂直结构的重要指标，反映了植物在相同环境条件下生长的环境状况，是植物趋同适应的结果（Galmán et al., 2017）。神木天坑小生境多样，不同生长型植物形成具有一定特色的叶功能性状策略。叶组织密度与植物的抗胁迫性、干扰性有关，表征植物对水分、养分的利用和保存能力（魏圆慧等，2020），叶组织密度高的植物通常生长速率较缓慢（张晶等，2018）。天坑边缘与外部的喀斯特森林相连，受人为扰动较大，该小生境下乔木通过提高叶组织密度来抵御外界干扰，如掌叶木的叶组织密度在干扰较大的天坑边缘最大（0.76 g cm^{-3}），在干扰较小的天坑底部最小（0.17 g cm^{-3}）。此外，天坑内部的木本植物多采取资源获取型策略，较低的叶组织密度有助于它们提高生长速率，天坑边缘的木本植物则将更多的养分用于储存，多指示较慢的生长速率。相关研究表明随着植物庇荫作用增大，叶钾含量随之增加，叶钾含量的增加从一定程度上可以加强光合作用速

率（智西民等，2020）。本研究中，乔木、灌木物种叶钾含量在天坑底部时含量最高，因为天坑底部位于负地形结构最低处，光照强度较小，植物通过增加叶钾含量来提高对光照资源的利用率。此外，有研究指出钾元素渗透性强，易被雨水冲刷带走（韩维栋等，2004），天坑边缘位置土壤易受到流水侵蚀，土壤钾元素被雨水冲刷汇集坑内，天坑底部植物可利用的钾元素增加，造成木本植物叶钾含量高。本研究中，木质藤本物种叶功能性状在天坑不同小生境差异不显著，但木质藤本物种叶功能性状策略可以为其提供相对于乔木和灌木的竞争优势。植物叶片氮磷比是反映植物氮、磷限制的评价指标，当氮磷比大于 16 时，植物受磷限制（Koerselman & Meuleman, 1996），木本植物氮磷比在天坑 3 种小生境中其值都高于 16，说明天坑木本植物易受磷限制。综上表明，植物在不同的小生境具有不同的适应策略，在天坑底部采取资源获取型策略，在边缘时则采取资源保守型策略。植物通过叶功能性状之间的权衡，来适应天坑多样化小生境。

3.3 叶功能性状间的关联

植物叶功能性状之间的关系能表征植物在适应生境过程中的响应机制（谢立红等，2019）。本研究结果表明，随底部到边缘小生境的变化，叶厚度与叶面积逐渐呈极显著正相关，与冯洁等（2021）对云南沾益退化天坑的研究结果不一致，但与钟巧连等（2018）对黔中喀斯特地区的研究结果一致，说明叶厚度和叶面积相关性可能随物种、环境等发生改变。在天坑边缘时，叶面积与叶厚度呈现促进效应，如木质藤本菝葜，其叶面积和叶厚度的耦合关系有助于它在林隙存活，与胡杨为适应较为干旱的环境时，采取植物叶厚度增加，叶片光合作用面积（叶面积）和光合效率也随之增加一致（黄文娟等，2010）。在天坑边缘时叶组织密度与比叶面积呈负相关，与程雯等（2019）、钟巧连等（2018）对喀斯特植物叶功能性状分析的结果一致。叶组织密度和比叶面积都是表征植物耐旱性的指标，比叶面积减小，叶片体积较小，使得叶组织密度增大（郑颖等，2015）。天坑边缘木本植物通过增加叶组织密度，减少水分丧失，来适应干旱、贫瘠的天坑边缘生境。而在天坑底部时，由于水资源相对充足，叶组织密度与比叶面积未呈现与边缘一致的相关性。

叶组织密度、叶钾含量、叶干物质含量在第一主成分中贡献最大，表征植物防御策略的叶组织密度、与光合作用密切相关的叶钾含量，以及表征植物保持养分能力的叶干物质含量，可作为神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状主要指标。天坑木本植物叶功能性状相比其他喀斯特地区既具有普遍性又具有独特性，主要原因为天坑边缘小生境与其他喀斯特地区相似，但天坑内部小生境则显著不同。天坑边缘具有充足的光照，较为干旱、贫瘠，而天坑内部负地形和地下河流为植物生长提供了相对充足的养分和水分，但光照较为匮乏，使得植物叶功能性状在天坑不同小生境呈现差异。天坑特殊的地形是影响木本植物叶功能性状的主要因素之一，本文通过结构型性状分析神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状特征，有助于进一步了解植物对天坑环境的适应及响应。但植物叶功能性状的影响因素是复杂的，在今后需要结合具体环境因子，全面揭示植物功能性状对天坑的适应及响应机制。

致　谢　感谢乐业—凤山世界地质公园管理处雷兰优主任及全体员工在野外作业中提供安全支持！致敬乐业县同乐镇杨胜锋全家对野外调查给予后勤保障！

参考文献：

BAO SD, 2005. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. Beijing: China Agriculture Press: 268-270.[鲍士旦，2005. 土壤农化分析[M]. 北京：中国农业出版社：268-270.]

CAMPETELLA G, CHELLI S, SIMONETTI E, et al., 2020. Plant functional traits are correlated with species persistence in the herb layer of old-growth beech forests[J]. Sci Rep, 10(1): 19253.

CHEN W, WANG JH, MA RJ, et al., 2016. Variance in leaf functional traits of 89 species from the

eastern Guangdong of China[J]. Chin J Ecol, 35(8): 2101-2109. [陈文，王桔红，马瑞君，等，2016. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征[J]. 生态学杂志，35(8)：2101-2109.]

CHENG W, YU YH, XIONG KN, et al., 2019. Leaf functional traits of dominant species in karst plateau-canyon areas[J]. Guihaia, 39(8): 1039-1049. [程雯，喻阳华，熊康宁，等，2019. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析[J]. 广西植物，39(8)：1039-1049.]

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Aust J Bot, 51(4): 335-380.

FENG J, JIANG C, SHUI W, et al., 2021. Functional traits of Fagaceae plants in shady and sunny slopes in karst degraded tiankeng[J]. Chin J Appl Ecol, 32(7): 2301-2308. [冯洁，江聪，税伟，等，2021. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征[J]. 应用生态学报，32(7)：2301-2308.]

GALMÁN A, ABDALA-ROBERTS L, SHUANG Z, et al., 2017. A global analysis of elevational gradients in leaf herbivory and its underlying drivers: effects of plant growth form, leaf habit and climatic correlates[J]. J Ecol, 106(1): 413-421.

GONG CM, BAI J, LIANG ZS, 2011. Advance on indicating functions of plant functional traits to global climate changes[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 31(11): 2355-2363. [龚春梅，白娟，梁宗锁，2011. 植物功能性状对全球气候变化的指示作用研究进展[J]. 西北植物学报，31(11)：2355-2363.]

HAN WD, ZHAO YT, LU CY, et al., 2004. Seven metal element’s biological accumulation and circulation of *Sonneratiaa petala* plantation in Leizhou, Guangdong[J]. Chin J Appl Environ Biol, 10(1): 27-34. [韩维栋，赵云涛，卢昌义，等，2004. 雷州无瓣海桑群落 7 种元素的生物累积和循环[J]. 应用与环境生物学报，10(1)：27-34.]

HE YY, GUO SL, WANG Z, 2019. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits[J]. Chin J Plant Ecol, 43(12): 1021-1035. [何芸雨，郭水良，王喆，2019. 植物功能性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报，43(12)：1021-1035.]

HU YS, YAO XY, LIU YH, 2014. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains[J]. Acta Ecol Sin, 34(20): 5915-5924. [胡耀升，么旭阳，刘艳红，2014. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系[J]. 生态学报，34(20)：5915-5924.]

HUANG BJ, CAI WT, XUE YG, et al., 2004. Research on tourism resource characteristics of Tiankeng Group in Dashiwei, Guangxi[J]. Geogr Geo-Inf Sci, 20(1): 109-112. [黄保健，蔡五田，薛跃规，等，2004. 广西大石围天坑群旅游资源研究[J]. 地理与地理信息科学，20(1)：109-112.]

HUANG LJ, YU YM, AN XF, et al., 2021. Interspecific association of main woody plants in tiankeng forests of Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi[J]. Guihaia, 41(5): 695-706. [黄林娟，于燕妹，安小菲，等，2021. 广西大石围天坑群天坑森林主要木本植物种间关联性研究[J]. 广西植物，41(5)：695-706.]

HUANG WJ, LI ZJ, YANG ZP, et al., 2010. Heteromorphic leaf structural characteristics and their correlations with diameter at breast height of *Populus euphratica*[J]. Chin J Ecol, 29(12): 2347-2352. [黄文娟，李志军，杨赵平，等，2010. 胡杨异形叶结构型性状及其与胸径关系[J].生态学杂志，29(12)：2347-2352.]

KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. J Appl Ecol, 33(6): 1441-1450.

LI Y, KROEBER W, BRUELHEIDE H, et al., 2017. Crown and leaf traits as predictors of subtropical tree sapling growth rates[J]. J Plant Ecol, 10(1): 136-145.

PANG SL, OU ZY, SHEN WH, et al., 2021. Leaf function traits variations and adaptive strategies of dominant woody economic plantsin karst area of Southwest Guangxi[J]. Guihaia, 41(5): 707-714. [庞世龙，欧芷阳，申文辉，等，2021. 桂西南喀斯特地区优势木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略[J]. 广西植物，41(5)：707-714.]

PU GZ, LV YN, DONG LN, et al., 2019. Profiling the bacterial diversity in a typical Karst Tiankeng of China[J]. Biomolecules, 9: 187.

PU GZ, WANG KY, MO L, et al., 2021. Research progress on evolution and vegetation ecosystem of karst Tiankeng in China[J]. Guihaia, 41(10): 1632-1643. [蒲高忠，王柯懿，莫凌，等，2021. 中国喀斯特天坑演化及植被生态系统研究进展[J]. 广西植物，41(10)：1632-1643.]

SU YQ, TANG QM, MO FY, et al., 2017. Karst Tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China[J]. Sci Rep, 7(1): 4249.

VIOLLE C, NAVAS ML, VILE D, et al., 2007. Let the concept of trait be functional[J]. Oikos, 116(5): 882-892.

WANG MJ, RONG L, LI TT, et al., 2021. Studies on leaf functional traits of nine woody lianas in the karst area of central Guizhou province[J]. J Trop Subtrop Bot, 29(5): 455-464. [王梦洁，容丽，李婷婷，等，2021. 黔中喀斯特 9 种木质藤本叶功能性状研究[J]. 热带亚热带植物学报，29(5)：455-464.]

WEI YH, WANG ZX, LIANG WZ, et al., 2020. Response and adaptation of twig-leaf functional traits of *Populus euphratica* to groundwater gradients[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin 40(6): 1043-1051. [魏圆慧，王志鑫，梁文召，等，2020. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应[J]. 西北植物学报，40(6)：1043-1051.]

XIE LH, HUANG QY, CAO HJ, et al., 2019. Leaf functional traits of *Acer mono* in Wudalianchi volcano, China[J]. Biodivers Sci, 27(3): 56-66. [谢立红，黄庆阳，曹宏杰，等，2019. 五大连池火山色木槭叶功能性状特征[J]. 生物多样性，27(3)：56-66.]

YANG H, LUO YC, 2015. Responses of the functional traits in *Cleistogenes squarrosa* to nitrogen addition and drought[J]. Chin J Plant Ecol, 39(1): 32-42. [杨浩，罗亚晨，2015. 糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应[J]. 植物生态学报，39(1)：32-42.]

YU YM, HUANG LJ, XUE YG, 2021. Characteristics of different plant communities in the Dashiwei Tiankeng group, Guangxi, China [J]. Chin J Plant Ecol, 45(1): 96-103. [于燕妹，黄林娟，薛跃规，2021. 广西大石围天坑群不同植物群落的特征[J]. 植物生态学报，45(1)：96-103.]

YUAN DX, 2001. On the karst ecosystem[J]. Acta Geol Sin, 75(3): 336-338.

ZHANG J, ZHAO CZ, LI XP, et al., 2018. The relationship between the net photosynthetic rate and leaf area and thickness of *Phragmites australis* in the grass lake wetlands of Jiayuguan[J]. Acta Ecol Sin, 38(17): 6084-6091. [张晶，赵成章，李雪萍，等，2018. 嘉峪关草湖湿地芦苇净光合速率与叶面积和叶厚度的关系[J]. 生态学报，38(17)：6084-6091.]

ZHENG WJ, BAO WK, GU B, et al., 2007. Carbon concentration and its characteristics in terrestrial higher plants[J]. Chin J Ecol, 26(3): 307-313. [郑帷婕，包维楷，辜彬，等，2007. 陆生高等植物碳含量及其特点[J]. 生态学杂志，26(3)：307-313.]

ZHENG Y, WEN ZM, SONG G, et al., 2015. Adaptation strategies of different plant functional types and their composition along a vegetation restoration gradient in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China[J]. Acta Ecol Sin, 35(17): 5834-5845. [郑颖，温

仲明，宋光，等，2015. 延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化[J]. 生态学报，35(17)：5834-5845.]
ZHI XM, HE JW, WANG MY, et al., 2020. Effects of shading and soil types on growth and nutrient content of *Firmiana platanifolia* seedlings[J]. Chin J Ecol, 39(12): 3961-3970. [智西民，何靖雯，王梦颖，等，2020. 遮荫和土壤类型对青桐幼苗生长和养分含量的影响[J]. 生态学杂志，39(12)：3961-3970.]
ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. Chin J Plant Ecol, 42(5): 562-572. [钟巧连，刘立斌，许鑫，等，2018. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报，42(5)：562-572.]
ZHU XW, CHEN WH, 2006. Tiankengs in the karst of China[J]. Carsol Sin, 25(S1): 7-24. [朱学稳，陈伟海，2006. 中国的喀斯特天坑[J]. 中国岩溶，25(S1)：7-24.]
ZHU XW, ZHU DH, HUANG BJ, et al., 2003. A brief study on karst Tiankeng[J]. Carsol Sin, 22(1): 51-65. [朱学稳，朱德浩，黄保健，等，2003. 喀斯特天坑略论[J]. 中国岩溶，22(1)：51-65.]